

Modèle empirique du développement des feuilles de Dicotylédones

B. JEUNE

Résumé : Pendant la croissance des feuilles, l'activité méristématique passe par trois phases : 1) Phase initiale : de l'initium (méristème homogène) à l'ébauche (méristèmes de limbe et de gaine potentiellement distincts). 2) Phase organogène : formation des éléments morphologiques de la feuille ; s'ils s'individualisent en lobes ou folioles, le méristème du limbe se divise, dans de nombreux cas, en 2 zones ; une zone organogène (apicale ou basale) où 2 centres générateurs sont responsables de la formation des éléments latéraux et une zone histogène où ces éléments acquièrent leurs particularités morphologiques. 3) Phase histogène et de différenciation : la forme fondamentale de la feuille est fixée (tous les éléments en étant formés) ; celle-ci se développe au gré des corrélations de croissance. Cette séquence peut être réitérée dans chaque élément (lobe ou foliole).

Summary : During the growth of leaves, the meristematic activity is divided into 3 periods : 1) Initial period : from initium (homogeneous meristem) to primordium (in which the meristems of lamina and leaf-base are potentially distinct). 2) Organogenic period : initiation of leaf elements ; if those are existing as lobes or leaflets, the lamina meristem is often divided into an organogenic zone (apical or basal) with 2 generative centers initiating the leaf elements and an histogenic zone. 3) Histogenic and development period : the fundamental shape is obtained ; when this period begins all the elements are initiated. The further development of the leaf depends on the correlations of growth. This sequence may be existing at the level of lobes and leaflets.

Bernard Jeune, Équipe de Morphologie Végétale, Université P. & M. Curie, 7, Quai St. Bernard, 75005 Paris, France.

Par le terme de modèle, on entend un système explicatif cohérent. Il faut cependant distinguer deux catégories totalement distinctes :

— L'une comprend, les transpositions des données empiriques au plan de la logique mathématique, ce sont les modèles mathématiques. Ainsi, récemment, en transposant les données de la physiologie et de l'anatomie CHARLES-EDWARDS (1979) a-t-il fourni un modèle pour la croissance des feuilles et MITCHISON (1980) un modèle pour la formation des nervures des plantes supérieures.

— L'autre catégorie ne comprend que de simples arrangements des données empiriques, comme celui que nous proposons ici.

La question du développement des feuilles de dicotylédones est toujours actuelle, le modèle classique développé par de nombreux auteurs dont LIGNIER (1887), AVERY (1933), FOSTER (1936), HARA (1957) et surtout HAGEMANN (1970, 1973) étant contesté. Ce modèle postule l'existence de trois méristèmes distincts (apical, marginal ou submarginal, profond), le méristème marginal étant responsable de la forme foliaire.

Les critiques portent sur l'interprétation des données scientifiques accumulées par des techniques variées (chimères chlorophylliennes, mitoses étudiées sur feuilles entières, micro-chirurgie, éléments marqués). Elles conduisent à minimiser le rôle des méristèmes apical et marginal (FUCHS, 1966, 1968, 1972, 1975-1976 ; MAKSYMOWYCH, 1973 ; STEWART & DERMEN, 1975 ; COLEMAN & GREYSON, 1976), ou bien à leur substituer un méristème frontal au fonctionnement oblique et non plus transversal (DULIEU, BUGNON & TURLIER, 1966, 1968, 1969), ou bien encore à supprimer la distinction entre les trois méristèmes (THOMAS-SON, 1969, 1970 ; JEUNE, 1972, 1975, 1978, 1980 ; JÉRÉMIE, 1973 ; DUBUC-LEBREUX & SATTLER, sous presse).

A ces critiques, on peut en ajouter d'autres d'un ordre méthodologique plus général :

1) La théorie classique repose sur l'utilisation de coupes, notamment transversales, et celles-ci par leur forme en croissant imposent d'attribuer un rôle prépondérant aux deux cornes du croissant (les marges de la feuille) dans un développement qui apparaît nécessairement comme une poussée des marges, opinion renforcée par la haute colorabilité (sans activité mitotique particulière) des cellules marginales ;

2) Elle impose comme modèle la feuille simple et entière (le méristème marginal est originairement continu) et il n'est pas prouvé que le modèle soit pertinent ;

3) Elle réduit le développement de la forme à des déformations de contours, laissant dans l'ombre les problèmes des corrélations de croissance (NEVILLE, 1964, 1974) et des rapports entre contours et types de nervation.

Si la théorie résiste, c'est qu'elle dispose d'arguments qui, pour n'être pas scientifiques, n'en sont pas moins efficaces et puissants :

1. Elle est classique.

2. Elle est adéquate au sens commun. En effet, le terme « feuille » recouvre une notion de sens commun et non un concept scientifique (CROIZAT, 1973). Or, chacun sait, même sans avoir jamais étudié, qu'une feuille est un appendice de la tige, plat, vert, à symétrie bilatérale, à nervation pennée et à contour simple et généralement entier. Par ex. en France, tout le monde sait reconnaître une feuille de laurier (pour la cuisine) et un trèfle à « quatre feuilles » (pour la chance). Avant les développements de la morphologie, cette définition de la feuille était celle des botanistes eux-mêmes. TOURNEFORT n'écrivait-il pas en 1719 : « Les feuilles du fraisier sont disposées par trois et digitées au sommet du pétiole ». Et nos habitudes de pensées représentant notre fonds culturel sont le support de nos raisonnements.

Malgré cela, la morphologie montre depuis ses origines que l'on doit se méfier du sens commun. Pour A. P. DE CANDOLLE (1827) déjà, les feuilles simples semblent des feuilles composées simplifiées ; pour A. DE SAINT-HILAIRE (1840) la feuille composée a reçu « une forme de développement » que n'a pas reçue la feuille simple, et ces opinions se retrouvent chez de nombreux auteurs. Il ne paraît donc pas très judicieux de faire de la feuille simple un modèle. TRECUL (1853) augmente la diversité des feuilles en décrivant quatre grands types de développement (basifuge, basipète, mixte et parallèle) selon le sens d'apparition des lobes et des folioles, types que l'on retrouve sous d'autres noms chez d'autres auteurs comme CHODAT (1920) (basiplaste = basipète, acroplaste = basifuge, pleuroplaste = mixte) ou TROLL (1935) (acropète = basifuge, basipète, divergent = mixte).

Nos études précédentes sur un matériel homogène (feuilles simples, pennées et à développement basipète) confirment que la feuille la plus divisée est un meilleur modèle que la feuille simple pour l'étude du développement de la forme (JEUNE, 1978, 1979, 1980), ce qui n'implique aucune hypothèse sur la phylogénèse (de la forme composée vers la forme simple ou l'inverse). La raison en est que si l'on admet l'existence de mécanismes de croissance communs dans un groupe homogène, c'est l'élément le plus simple du groupe qui peut nous éclairer sur l'élément le plus complexe. Or, le développement est d'autant plus complexe que la forme est plus entière.

Dans ces conditions, nous avons montré que la forme pennée est due à l'initiation des lobes latéraux à une distance fixe de la base de l'ébauche et à un rythme constant, dans une zone de fort allongement intercalaire. Le contour plus ou moins divisé du limbe répond au déterminisme plus ou moins strict des orientations mitotiques et la courbure éventuelle des nervures latérales est due à une dominance apicale sur les orientations mitotiques. Ce schéma ne répond naturellement pas à toutes les questions. Il se situe au niveau de l'organogénèse uniquement et ne fournit donc aucune idée concernant le niveau de l'histogénèse (développement, différenciation et rapport entre les divers tissus composant la feuille).

En prenant pour base ce schéma, nous avons examiné le développement de types foliaires variés. Les points importants à étudier étant la localisation et la « rythmicité » de l'initiation des lobes ou des folioles. La simple observation, à la manière de TRÉCUL, de l'évolution du contour des jeunes ébauches nous permettra ainsi de juger de l'hypothèse selon laquelle la forme des feuilles est due aux corrélations et équilibres entre le fonctionnement des centres générateurs, l'intensité de l'allongement intercalaire et le déterminisme des orientations mitotiques.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nous n'avons pas cherché à étudier tous les types de feuilles des dicotylédones, car c'est progressivement que nous devons élargir notre champ d'action. Nous avons donc écarté les types foliaires les plus complexes ou les plus marginaux pour nous limiter aux formes foliaires les plus courantes : feuilles simples et composées, pennées ou palmées, à développement acropète, basipète ou mixte. Dans la suite de ce travail, nous désignerons ces différents types foliaires selon la terminologie de HICKEY telle que cet auteur l'a précisée dans METCALFE & CHALK (1979).

Les récoltes furent effectuées à la fin du printemps et en été. Les bourgeons sont fixés au F.A.A. puis conservés dans l'alcool glycérolé. Ils sont ensuite disséqués ; les ébauches sont montées à plat dans du glycérol entre lame et lamelle. Les dessins des contours sont effectués à la chambre claire et les mesures sont analysées par les méthodes statistiques simples habituelles.

La première partie « description du développement » sera assez courte puisqu'on peut trouver dans plusieurs publications de telles descriptions pour les espèces étudiées ici ou d'autres voisines (TRÉCUL, 1853 ; CHODAT, 1920 ; TROLL, 1935, 1939 ; HAGEMANN, 1970, 1973).

La seconde partie, « analyse des résultats » sera, en revanche, plus détaillée puisqu'elle correspond à une démarche entièrement originale.

DESCRIPTION DU DÉVELOPPEMENT

A. PLANTES DONT LES FEUILLES ONT UN DÉVELOPPEMENT BASIPÈTE OU MIXTE

1. Feuilles simples et actinodromes

a) *Glechoma hederacea* L.

La forme du limbe est en éventail (contour très largement ovale avec base cordée), comme il est habituel pour les feuilles à nervation palmée (Pl. 1, 1). Les lobes latéraux dont la taille décroît régulièrement du sommet vers la base sont associés à des nervures d'ordre variable : soit des nervures d'ordre 2 (issues de la médiane ou des latérales basales d'ordre 1) soit des nervures d'ordre 1 (nervures latérales basales).

En général, la feuille possède 8 lobes sur chaque marge, le limbe ne mesurant que 2 cm de longueur environ.

Les lobes apparaissent de façon basipète (Pl. 2, 1-4), les premiers sur des ébauches longues de 150 μm environ ; ils se forment très régulièrement et symétriquement vers la base du limbe.

Pour une longueur foliaire de 3000 μm environ, la forme est fixée ; la croissance ultérieure allongera le pétiole et élargira le limbe, atténuant quelque peu la lobation.

b) *Tropæolum majus* L.

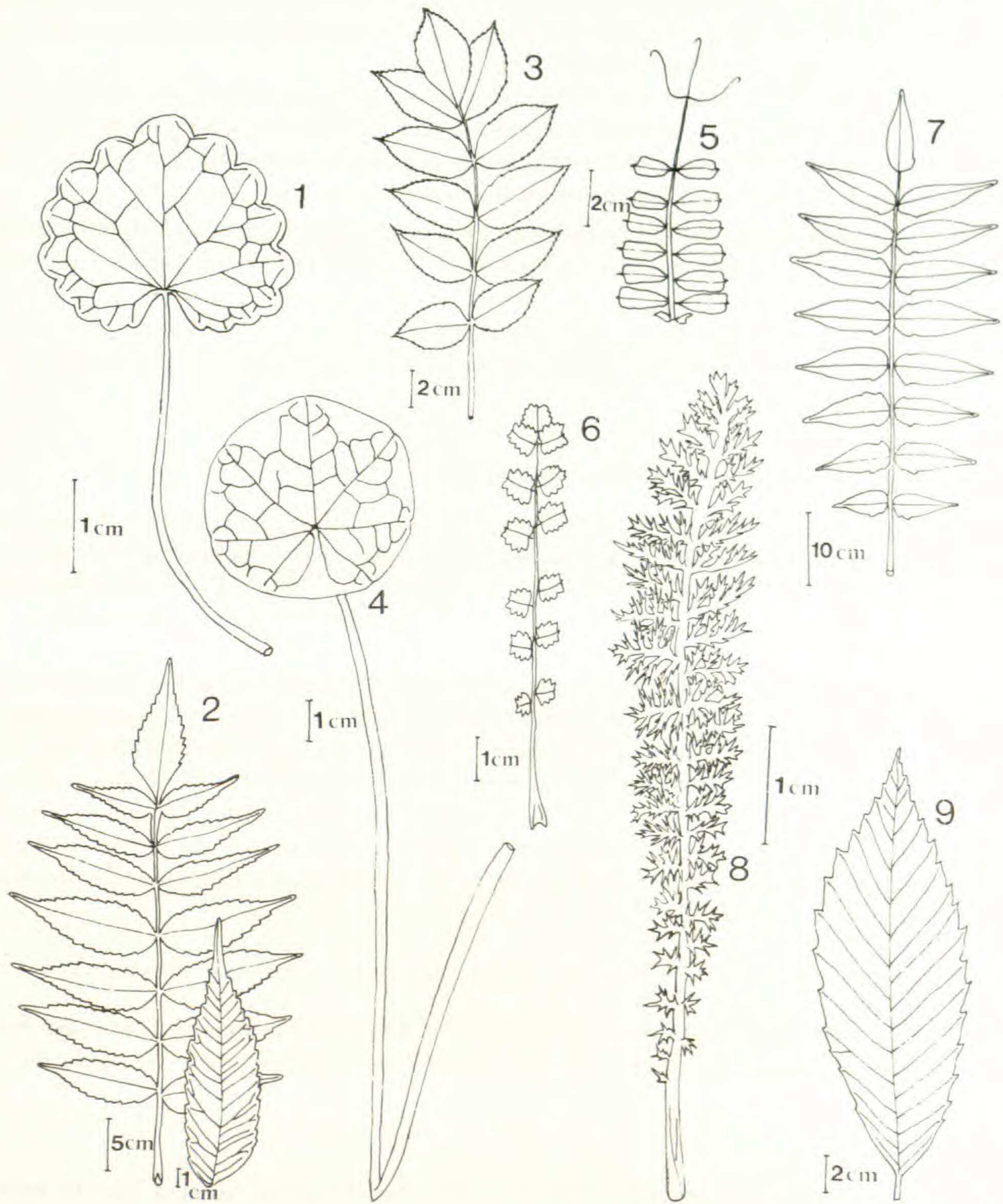
Le limbe de la feuille adulte est pelté et possède 6 lobes latéraux dont chacun est associé à une nervure d'ordre 1 (Pl. 1, 4). Pour l'essentiel, le développement de la forme est semblable à celui du *Glechoma* avec toutefois l'apparition des premiers lobes latéraux pour une longueur plus faible, une formation moins régulière des lobes et le développement de la peltation dès que les derniers d'entre eux sont initiés (quand la longueur de l'ébauche approche de 1000 μm). La croissance ultérieure efface ensuite presque totalement la lobation (Pl. 2, 10-13).

2. Feuilles simples pinnatiséquées : *Achillea millefolium* L.

Le limbe est étroitement elliptique, les lobes sont profondément divisés, et eux-mêmes pennés (Pl. 1, 8). En ce qui concerne le mode de développement, il faut d'ailleurs distinguer entre les lobes d'ordre 1 à formation basipète et les lobes d'ordre 2 (lobes des lobes d'ordre 1) qui, eux, sont à formation acropète (basifuge). Ainsi une jeune ébauche présente-t-elle le long du rachis 2 zones d'apparition des lobes (Pl. 2, 14-17) :

- vers le sommet : initiation des lobes d'ordre 2 du lobe médian ;
- vers la base : initiation des lobes d'ordre 1.

Ceci correspond au type mixte de TRÉCUL (1853) ou au type divergent de TROLL (1935). Nous étudions, par commodité, séparément la formation des lobes d'ordre 1 et celle des lobes d'ordre 2 :



Pl. 1. — Contours de feuilles adultes : 1, *Glechoma hederacea* ; 2, *Rhus typhina*, avec une foliole à nervation craspédodrome ; 3, *Fraxinus excelsior* ; 4, *Tropæolum majus* ; 5, *Vicia sativa* ; 6, *Sanguisorba officinalis* ; 7, *Ailanthus glandulosa* ; 8, *Achillea millefolium* ; 9, *Castanea sativa*.

— Les lobes d'ordre 1 : les premiers d'entre eux naissent sur des ébauches déjà longues (environ 500 μm) près du sommet ; progressivement et en ordre basipète, une quinzaine de lobes sont initiés sur chaque marge (ce qui est peu comparé aux feuilles poussant plus tôt au printemps et qui en portent plus de 20 par marge).

Pendant la formation des lobes, le développement de la gaine est très important, au point que les 2 bords se recouvrent largement et à la dissection les feuilles paraissent emboîtées les unes dans les autres. Il est difficile de préciser la longueur de l'ébauche quand les lobes cessent d'être formés mais elle se situe entre 1200 et 2000 μm .

— Les lobes d'ordre 2 : quand la taille de l'ébauche avoisine 1000 μm le lobe médian, long de 100 μm environ à ce stade, se ramifie à son tour mais de façon acropète ; en général 3 paires de lobes latéraux d'ordre 2 sont initiés. Les lobes latéraux d'ordre 1 se ramifient aussi, comme le médian, dès qu'ils sont assez grands mais la pilosité qui se développe alors et le tassement des différentes parties de la feuille ne permettent pas de suivre avec précision leur croissance.

3. Feuilles composées unipennées : *Sanguisorba officinalis* L.

La plante est vivace et au moment de la récolte les touffes volumineuses étaient toutes fertiles. Nous avons alors choisi d'étudier les feuilles des jeunes plants de l'année ou de l'année précédente, au développement encore uniquement végétatif. Naturellement les feuilles de ces plantes possèdent relativement peu de folioles (en général 6 paires seulement). — Pl. 1, 6.

Les premières folioles apparaissent quand l'ébauche atteint environ 200 μm de longueur et les suivantes se forment en ordre basipète jusqu'à ce que la longueur approche de 700 μm (Pl. 2, 5-9). Pendant cette période, rien ne distingue ces feuilles des feuilles simples étudiées ; rien ne permet de supposer qu'elles seront plus tard composées ; les folioles apparaissent identiques à des lobes. Après l'apparition des dernières folioles, le développement se poursuit avec notamment la lobation des folioles (de façon basipède) et le développement de la pilosité pendant que le rachis prend un accroissement considérable.

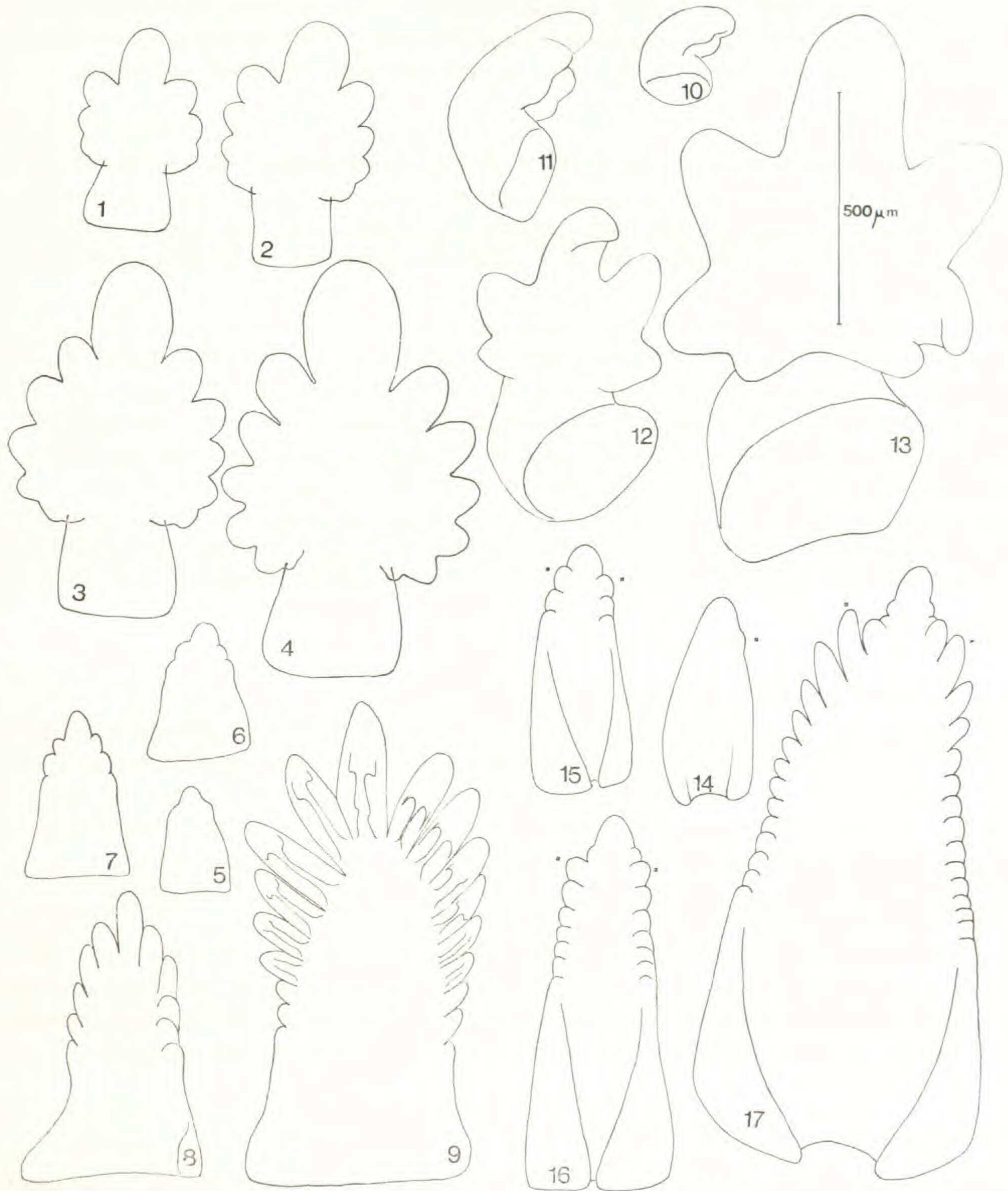
B. PLANTES DONT LES FEUILLES ONT UN DÉVELOPPEMENT ACROPÈTE (BASIFUGE)

Les 4 espèces étudiées appartiennent à 4 familles différentes, mais ont toutes des feuilles composées unipennées, ce qui représente une forme très courante avec ce mode de croissance.

a) *Vicia sativa* L.

Ses feuilles se distinguent nettement de celles des 3 autres espèces par la présence de stipules bien développées et par des vrilles terminales (Pl. 1, 5). La taille des feuilles également ne dépasse guère 10 cm de longueur contre 25 cm à plus de 60 cm chez les autres espèces.

Les premières folioles naissent sur une ébauche de 200 μm environ, de forme triangulaire et dont les stipules sont déjà bien développées (Pl. 3, 7-9). Les folioles apparaissent à la base du limbe, contre les stipules. D'autres folioles se forment, en ordre acropète, régu-



Pl. 2. — Contours de jeunes ébauches foliaires, pendant la formation en ordre basipète de leurs éléments latéraux : 1-4, *Glechoma hederacea* ; 5-9, *Sanguisorba officinalis* ; 10-13, *Tropaeolum majus*, dont la peltation est postérieure à l'initiation des éléments latéraux, donc secondaire ; 14-17, *Achillea millefolium* (carrés noirs indiquant la position des premiers lobes latéraux).

lièrement, sur chaque marge ; en général, les feuilles en portent 8 paires et elles ne se distinguent en rien des lobes des feuilles simples lorsque l'ébauche cesse d'en initier ; sa taille est alors d'environ 700 μm de longueur. Ultérieurement, l'allongement du rachis écarte les folioles les unes des autres et les plus apicales se transformeront en vrilles.

b) *Rhus typhina* L.

Les feuilles adultes de cette espèce (Pl. 1, 2) sont assez longues, d'environ 40 cm (pour celles étudiées) ; elles sont donc d'un ordre de grandeur différent de celui des feuilles précédentes. Leur croissance présente un caractère particulier, que ces feuilles possèdent en commun avec celles de l'*Ailanthus* (Pl. 1, 7) et du *Fraxinus* (Pl. 1, 3) également de grande taille. Chez ces plantes, les jeunes primordiums foliaires apparaissent assez peu « bilatéralisés » car de forme conique et assez épais, leur face ventrale seule présentant un léger aplatissement (Pl. 3, 1-3). Les premières folioles naissent près de la base d'ébauches de 200 μm de longueur et sont suivies par l'initiation, en ordre acropète, d'une dizaine sur chaque marge. L'ébauche possède alors une longueur de 1000 μm , à peu près. Remarquons que les folioles s'attachent sur le rachis, le long de 2 lignes ventrales presque parallèles et se développent vers la tige et non tangentiellement à elle, ce qui renforce l'aspect « axial » de l'ébauche, car celle-ci n'apparaît pas plane et constituée d'un rachis portant latéralement 2 ailes (le limbe) comme il est habituel (même lorsque les 2 marges sont repliées l'une vers l'autre comme chez *Achillea*). Après cette courte période de morphogénèse, (la longueur de l'ébauche n'est que de 1 mm), les folioles et le rachis poursuivent leur développement, longtemps encore, la feuille adulte atteignant 40 cm de longueur.

c) *Ailanthus glandulosa* Desf.

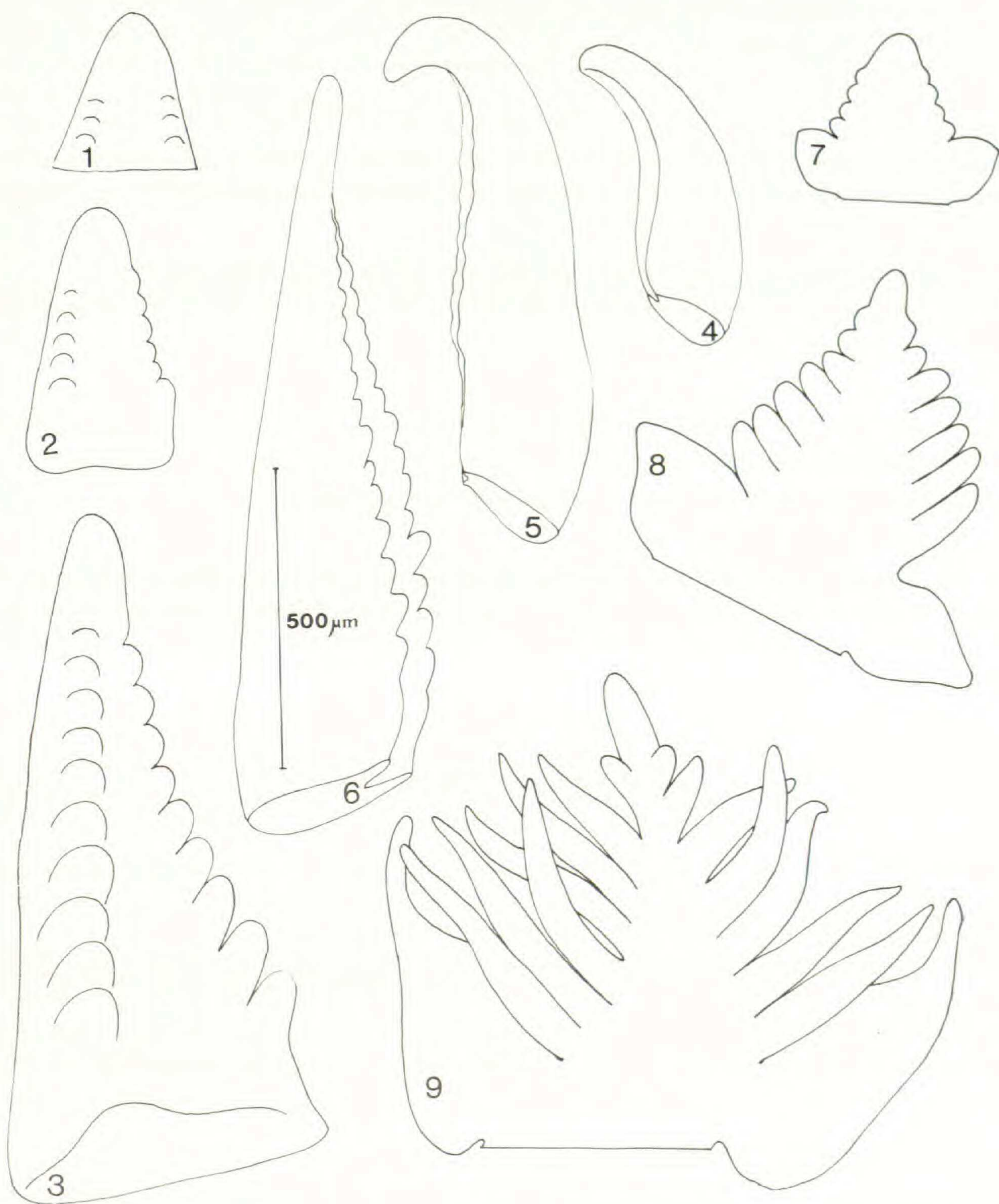
Les feuilles de cette plante (Pl. 1, 7) ont une croissance très semblable à ce que nous venons de décrire pour le *Rhus*. Notons cependant que l'ébauche est plus longue (300 μm) quand débute l'initiation des folioles, bien après la formation de courtes stipules ; cette formation, 10 paires de folioles au total, se poursuit jusqu'à 1500 μm environ. La croissance se poursuit ensuite et la feuille adulte dépassera 60 cm de longueur.

d) *Fraxinus excelsior* L.

Le schéma décrit pour les feuilles de *Rhus* convient également à cette espèce (Pl. 1, 3). Quelques différences sensibles : les folioles se forment sur des ébauches de longueur comprise entre 300 et 600 μm ; la taille finale des feuilles n'est que de 25 cm et elles possèdent 4 ou 5 paires de folioles, les bourgeons étudiés provenant tous de jeunes plants.

C. FEUILLES AYANT UN DÉVELOPPEMENT D'UN TYPE DIFFÉRENT

Dans 3 cas, l'observation de jeunes primordiums n'a pas permis de dire avec certitude si le développement est acropète, basipète, mixte ou autre. Dans les 3 cas, les organes étudiés sont simples, dentés (lobes réduits à l'état adulte). Il s'agit des feuilles de *Castanea sativa* Mill. (Pl. 1, 9), des folioles de *Rhus typhina* (Pl. 1, 2) et de *Fraxinus excelsior* (Pl. 1, 3). Le développement semble plutôt basipète pour les folioles de *Fraxinus* et acropète pour les 2 autres espèces, mais des études anatomiques seront nécessaires pour en décider. La croissance des feuilles de *Castanea* nous servira de modèle :



Pl. 3. — Contours de jeunes ébauches pendant la formation, en ordre acropète de leurs éléments latéraux : 1-3, *Rhus typhina* ; 7-9, *Vicia sativa*. — Développement du limbe de *Castanea* (4-6), dont il est impossible ici de préciser le sens de formation des lobes latéraux qui semblent apparaître quasi simultanément.

Pendant l'allongement des jeunes ébauches, le limbe se forme comme 2 ailes étroites et parallèles sur les marges de la face ventrale (Pl. 3, 4-6). D'emblée, le limbe apparaît donc replié en gouttière sur un rachis épais et conique. Ce limbe reste entier tant que la taille reste inférieure à 600 μm ; à ce stade, apparaissent quasi simultanément 5 ou 6 lobes à peine visibles sur chaque marge vers le sommet et en peu de temps, cette ondulation marginale gagne tout le limbe. Tous les lobes sont formés pour une longueur de 1500 μm environ, soit une quinzaine sur chaque marge. Si nous penchons plutôt pour une croissance acropète (pour *Castanea*) c'est pour 2 raisons :

- 1) apparamment, il ne se forme pas de lobes entre ceux déjà visibles ;
- 2) les lobes apicaux sont légèrement plus courts que les basaux. Passé ce stade (1500 μm de longueur) la feuille poursuit son développement jusqu'à sa taille finale (de l'ordre de 25 cm).

La croissance des folioles de *Rhus* et de *Fraxinus* est semblable ; les différences essentielles sont les suivantes :

- le rachis est plus nettement conique pour les folioles ;
- la taille finale est plus courte ;
- la croissance est peut-être basipète pour les folioles de *Fraxinus*. Toutefois, il est très possible que le développement soit de type mixte (les lobes se formant à la fois en ordre acropète et basipète) comme l'affirme HAGEMANN (1970, 1973) pour les feuilles de *Castanea*.

ANALYSE DES RÉSULTATS

Les feuilles de *Castanea* ainsi que les folioles de *Rhus* et de *Fraxinus* feront l'objet d'une étude ultérieure, l'incertitude concernant le type de leur développement ne permettant pas de faire une analyse précise de nos résultats.

D'autre part, nous supposerons, pour chaque espèce, que les feuilles des différents bourgeons ont un développement semblable, chacun étant un état de ce développement commun. Cette hypothèse nous paraît acceptable dans la mesure où les bourgeons sont prélevés dans une seule population pour chaque espèce, en une seule récolte.

A. LIEU D'INITIATION DES LOBES ET DES FOLIOLES

Selon le mode de développement (acropète ou basipète), les jeunes lobes et folioles sont initiés près de la base ou près du sommet des ébauches, donc toujours vers une extrémité et jamais en position intercalaire. Le lieu d'initiation des lobes et folioles ne peut pas être localisé avec précision par une simple étude morphologique car nous ne repérons que les mamelons formés par les initiums et non le lieu de leur formation. Celui-ci peut être cependant estimé (par excès) en mesurant la distance moyenne entre les deux plus jeunes initiums de l'ébauche (un sur chaque marge) et l'extrémité de la feuille la plus

proche d'eux (base ou sommet selon les cas). Nous distinguons alors deux groupes de plantes :

1. Premier groupe de plantes

Il comprend les feuilles à croissance acropète (*Vicia*, *Fraxinus*, *Rhus*, *Ailanthus*) et d'autres à croissance basipète (*Sanguisorba*, *Achillea*) pour lesquelles on mesure sans trop de difficultés la distance à l'extrémité de la feuille. Soit d cette distance, et supposons qu'elle reste constante pendant l'initiation des lobes, le coefficient de corrélation théorique entre d et la longueur (L) des ébauches est donc nul : $\rho = 0$; nous pouvons alors calculer la probabilité d'obtenir des valeurs pour r (estimations de ρ) aussi élevées que celles de nos échantillons, sous cette hypothèse. Trois cas se présentent (Tableau 1) :

TABLEAU 1

GENRE	nb	$d = f(L)$	r	P (%)
<i>Sanguisorba</i>	41	$d = 0,048L + 145,543$	$r = 0,234$	14
<i>Achillea</i>	44	$d = 0,170L + 257,960$	$r = 0,636$	0
<i>Vicia</i>	51	$d = 10^{-4}L + 74,270$	$r = 9 \times 10^{-4}$	100
<i>Fraxinus</i>	18	$d = 0,021L + 168,282$	$r = 0,083$	74
<i>Rhus</i>	68	$d = -0,015L + 134,602$	$r = -0,129$	30
<i>Ailanthus</i>	54	$d = 12,027L + 178,641$	$r = 0,301$	3
<i>Achillea</i> (lobes)	37	$d = 0,174L + 55,553$	$r = 0,535$	0

Dans la 2^e colonne (nb) sont indiquées les tailles des échantillons ; dans la 3^e, les régressions linéaires entre la distance d (extrémité de l'ébauche — lobe le plus jeune) et la longueur de la feuille ; leur coefficient de corrélation est en 4^e colonne. La 5^e colonne indique quelle serait la probabilité que le hasard seul soit responsable d'une valeur aussi élevée pour les coefficients de corrélation mesurés.

a) *Sanguisorba*, *Vicia*, *Fraxinus*, *Rhus*

La probabilité d'obtenir une valeur au moins aussi élevée est supérieure à 14 %. Nous ne pouvons pas rejeter l'hypothèse de la constance de d , que nous acceptons donc provisoirement. D'autant plus que dans le cas le plus défavorable (*Sanguisorba*) d passe en moyenne de $d_1 = 155 \mu\text{m}$ (pour $L_1 = 215 \mu\text{m}$) à $d_2 = 175 \mu\text{m}$ (pour $L_2 = 640 \mu\text{m}$), soit un écart de $20 \mu\text{m}$ seulement pour un allongement de $425 \mu\text{m}$ pendant la période de formation des folioles ; c'est négligeable.

b) *Ailanthus*

Ici, la probabilité n'est que de 3 %, ce qui est faible. Il est douteux que le hasard intervienne seul dans l'augmentation de d . Cette croissance reste toutefois faible ($d_1 = 185 \mu\text{m}$ pour $L_1 = 295 \mu\text{m}$ et $d_2 = 215 \mu\text{m}$ pour $L_2 = 1395 \mu\text{m}$, soit $\Delta d = 30 \mu\text{m}$ pour $\Delta L = 1100 \mu\text{m}$). L'augmentation de d est donc encore négligeable devant l'allongement de l'ébauche.

c) *Achillea*

La probabilité de notre résultat, sous l'hypothèse $\rho = 0$ est pratiquement nulle. Il est donc certain que d augmente pendant la formation des lobes, les résultats obtenus ne pouvant être dus au hasard. Deux hypothèses sont à envisager :

- soit le modèle de développement n'est pas applicable à *Achillea* ;
- soit il est applicable mais nous devons introduire un paramètre rendant compte de l'irrégularité constatée.

Or, *Achillea* est très remarquable par le développement rapide et important de la gaine dont les deux marges se recouvrent largement et très tôt ; comme d est calculé le long de la marge, la mesure inclut le développement de la gaine. Calculons l'augmentation moyenne de d : $d_1 = 340 \mu\text{m}$ (pour $L_1 = 485 \mu\text{m}$) et $d_2 = 530 \mu\text{m}$ (pour $L_2 = 1590 \mu\text{m}$) ; $\Delta d = 190 \mu\text{m}$ pour $\Delta L = 1105 \mu\text{m}$ soit 17 % de l'allongement total ; il s'agit là d'un ordre de grandeur raisonnable pour la gaine à ce stade. Nous conserverons donc notre modèle mais en précisant que pour les plantes basipètes, d est à peu près constant si on ne tient pas compte du développement éventuel de la gaine.

Pourtant, le modèle devra être révisé car pour le lobe médian des feuilles de cette même *Achillea*, à développement acropète, la probabilité d'obtenir une valeur aussi élevée du coefficient de corrélation due au hasard est pratiquement nulle ; l'hypothèse $d = \text{constante}$ est donc à rejeter. Toutefois, l'augmentation de d reste faible : $d_1 = 70 \mu\text{m}$ pour $L_1 = 105 \mu\text{m}$ et $d_2 = 100 \mu\text{m}$ pour $L_2 = 265 \mu\text{m}$, soit $\Delta d = 30 \mu\text{m}$ pour $\Delta L = 160 \mu\text{m}$.

2. Deuxième groupe de plantes

Il comprend les feuilles actinodromes (et basipètes) des *Glechoma* et *Tropæolum* ; en raison de la position du pétiole, la distance d ne peut pas être mesurée précisément. Nous mesurerons alors $d' = \text{distance du plus jeune lobe à la base du limbe}$ (Tableau 2).

TABLEAU 2

GENRE	nb	$d' = f(L)$	r	P (%)
<i>Glechoma</i>	48	$d' = 7.10^{-3}L + 87,474$	$r = 0,261$	8
<i>Tropæolum</i>	79	$d' = 0,030L + 86,137$	$r = 0,155$	18

Mêmes explications que Tableau 1, voir p. 443.

Sous l'hypothèse d' constant, les probabilités d'obtenir des valeurs pour r aussi élevées sont respectivement de 8 % (*Glechoma*) et 18 % (*Tropæolum*). L'hypothèse sera donc provisoirement acceptée. Or, si on appelle P la longueur du pétiole, $d = d' + P$. Comme P s'est sensiblement allongé pendant la période considérée, on en déduit que d a augmenté. En tenant compte du résultat obtenu également avec *Achillea*, nous devons dire que le

lieu d'initiation des lobes et folioles est à une distance constante de l'extrémité du limbe la plus proche (sans tenir compte du développement éventuel de la gaine ou du pétiole).

Précisons maintenant ce que nous entendons par « à peu près constant » s'agissant de d' . Pour 7 cas l'hypothèse d' constante ne peut être rejetée ; elle ne l'est donc que dans 2 cas (à croissance acropète) : feuilles d'*Ailanthus* et lobe médian d'*Achillea*. Cependant, si $\rho = 0$ les distributions d'échantillonnages devraient nous fournir aussi bien les valeurs positives que négatives pour r . Ce n'est pas le cas, elles sont toutes, sauf une, positives. Ceci veut dire que l'augmentation de d' , plus ou moins sensible selon les espèces, est régulière. On l'explique simplement en disant que la production de nouvelles cellules vers l'extrémité morphogène du limbe n'est pas toujours totalement affectée à la formation des éléments latéraux ; la vérification étant fournie en notant que cette augmentation de d' pendant la formation des lobes et des folioles est cependant très faible et sans commune mesure avec celle constatée dans les stades ultérieurs (Pl. 4).

Comparaison entre les modes acropètes et basipètes.

La différence est spectaculaire (nous la voyons immédiatement) et réside dans la position basale ou apicale de la zone morphogène. Ceci mis à part, les 2 modes de croissance sont absolument semblables. De plus, les jeunes ébauches (acropètes ou basipètes) sont très similaires lorsqu'elles n'ont encore formé qu'un seul lobe. Enfin, les 2 modes coexistent dans certaines feuilles (*Achillea*).

Comparaison entre feuilles simples et composées.

On ne note pas de différence notable entre feuilles simples et composées, sous le rapport de la localisation de l'initiation des éléments latéraux, ni même en ce qui concerne les premiers développements de ces éléments.

B. RYTHME D'INITIATION DES LOBES ET FOLIOLES

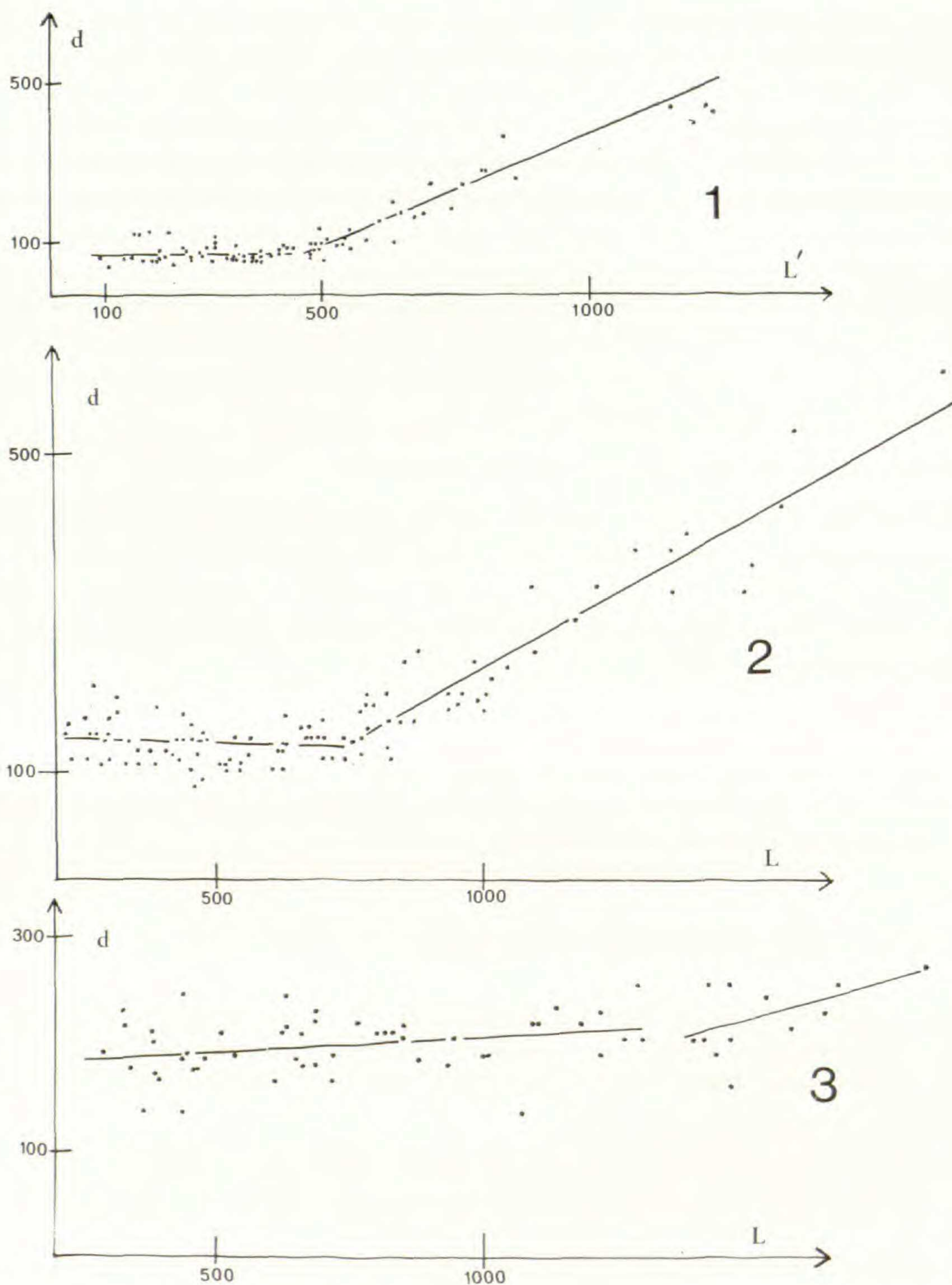
La mesure directe de ce rythme est impossible. Nous savons cependant que la croissance foliaire (allongement, surface ou volume) des très jeunes ébauches est exponentielle (SUNDERLAND & BROWN, 1956 ; RICHARDS, 1969 ; LYNDON, 1972 ; MAKSYMOWYCH, 1973 ; WILLIAMS, 1974 ; DENNET & coll., 1978).

Si l'hypothèse d'un rythme constant est juste, alors la corrélation entre n (nombre de lobes ou folioles de la jeune ébauche) et $\log L$ (logarithme de la longueur de l'ébauche) sera très élevée. Effectivement la valeur la plus faible pour le coefficient de corrélation entre n et $\log L$ est de $r = 0,911$ pour *Tropæolum* et dans tous les cas les valeurs très élevées sont supérieures au coefficient de corrélation linéaire entre n et L (Tableau 3).

Ainsi, l'hypothèse de la constance du rythme d'initiation des lobes et des folioles paraît-elle très satisfaisante.

Comparaison entre le rythme d'initiation des lobes et folioles et le taux d'allongement de l'ébauche. Mesure de la vigueur.

Soient α le rythme d'initiation des lobes et folioles et β le taux d'allongement de l'ébauche. Les relations entre n , L et le temps sont de la forme :



Pl. 4. — Relation entre la distance entre les plus jeunes lobes et l'extrémité du limbe la plus proche, selon la longueur des ébauches. (Les longueurs d et L sont mesurées en micromètres) : 1, *Vicia sativa* (la longueur L' est la longueur du limbe seul) ; 2, *Rhus typhina* ; 3, *Ailanthus glandulosa*. Dans les 2 premiers cas, la valeur moyenne de d est constante pendant l'initiation des folioles puis, dès que cette formation cesse, d augmente rapidement et régulièrement. Cette discontinuité est moins nette pour *Ailanthus*, plante pour laquelle nous n'avons que très peu de mesures après formation des lobes.

$n = n_0 + \alpha (t-t_0)$ et $L = L_0^{\beta(t-t_0)}$. Or, $n = a + b \log L$; donc $n = n_0 + b \text{Log} \frac{L}{L_0}$; d'où

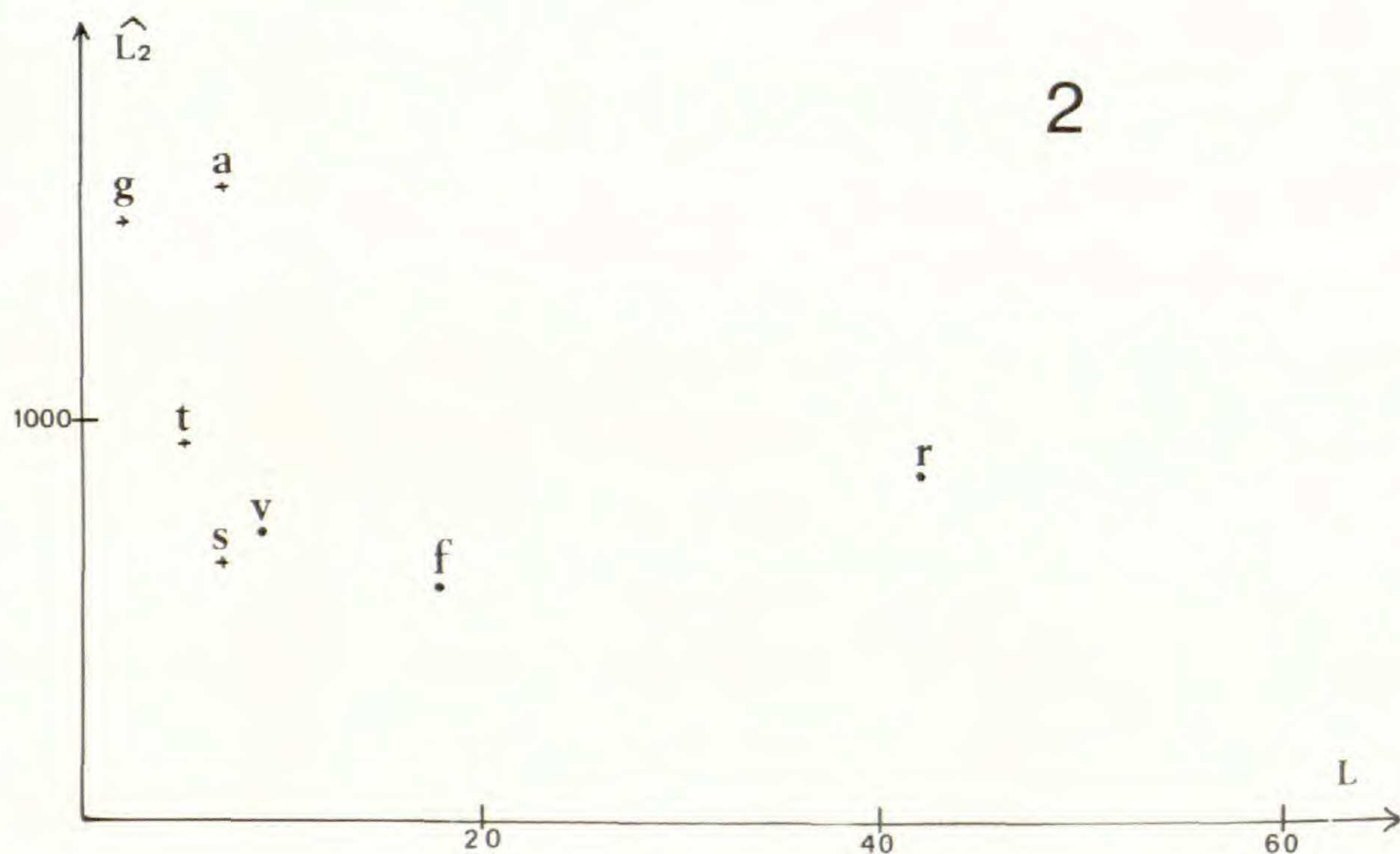
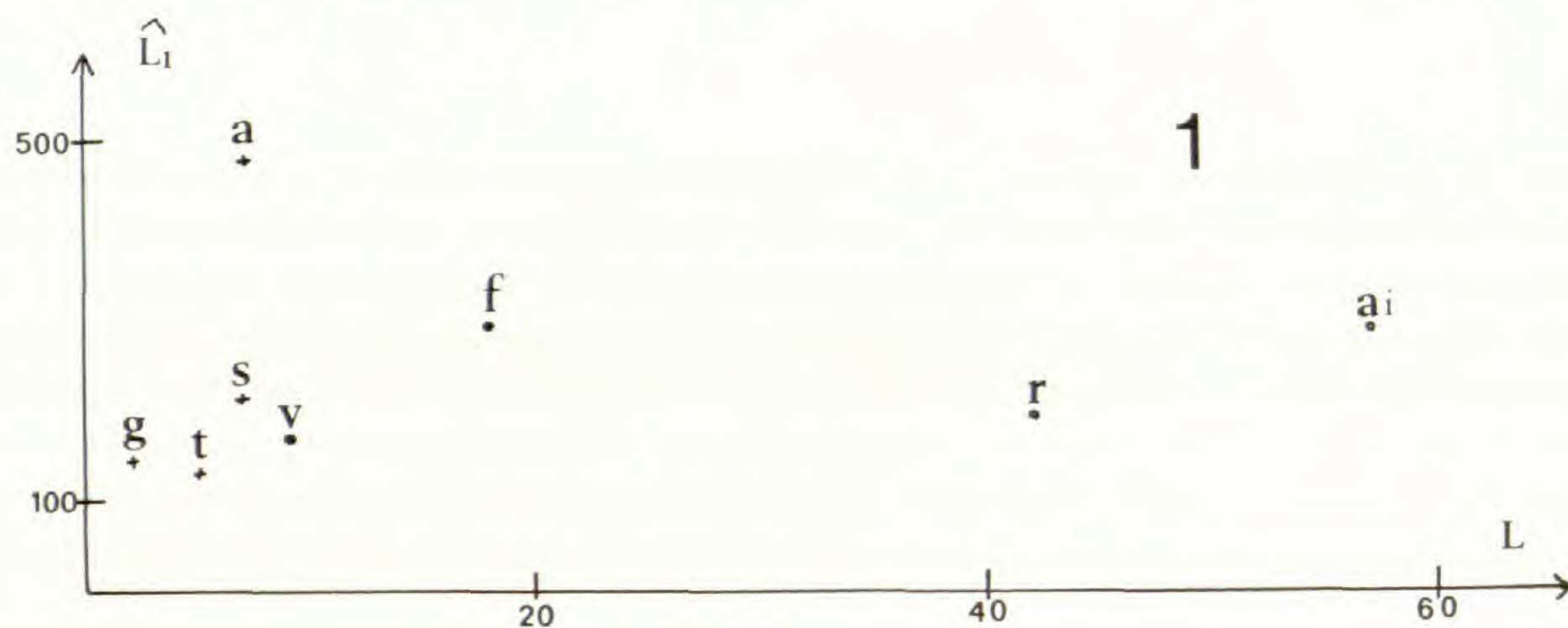
$$b = \frac{\alpha}{\beta}$$

Ainsi, le coefficient de régression b est égal au rapport entre le rythme d'initiation (α) et le taux d'allongement (β). Mais on constate, pour chaque espèce, que plus la plante est vigoureuse (croissance rapide, taille plus grande), plus le coefficient b est élevé; l'augmentation de vigueur se traduit par conséquent par une augmentation plus rapide du rythme de formation des lobes et folioles que du taux d'allongement des ébauches foliaires. Mais attention: réciproquement, rien ne prouve qu'une augmentation de b traduise une augmentation de vigueur (si on associe cette qualité à la vitesse de développement des organes) car une augmentation de b peut bien résulter d'une diminution du taux d'allongement (β).

TABLEAU 3

GENRE	nb	$n = a + b \text{Log} L$	r (r')	$\lambda = a - \mu b$
<i>Sanguisorba</i>	41	$n = 10,112 \text{ Log} L - 53,338$	0,961 (0,858)	10,5
<i>Achillea</i>	44	$n = 24,436 \text{ Log} L - 150,119$	0,943 (0,929)	4,1
<i>Glechoma</i>	48	$n = 5,390 \text{ Log} L - 25,799$	0,992 (0,901)	8,2
<i>Tropæolum</i>	79	$n = 2,532 \text{ Log} L - 11,350$	0,911 (0,881)	4,6
<i>Vicia</i>	51	$n = 9,084 \text{ Log} L - 40,918$	0,948 (0,932)	16,4
<i>Fraximus</i>	18	$n = 10,062 \text{ Log} L - 56,143$	0,933 (0,907)	7,4
<i>Rhus</i>	68	$n = 12,733 \text{ Log} L - 66,150$	0,937 (0,905)	14,2
<i>Ailanthus</i>	54	$n = 12,191 \text{ Log} L - 68,260$	0,971 (0,940)	8,7
<i>Achillea</i> (lobes)	37	$n = 5,435 \text{ Log} L - 24,276$	0,855 (0,822)	10,0
<i>Myriophyllum</i>		$n = 8,26 \text{ Log} L - 40,27$		11,9
<i>Hottonia</i>		$n = 4,92 \text{ Log} L - 23,48$		7,6
<i>Paulownia</i>		$n = 3,84 \text{ Log} L - 20,11$		4,1

Les tailles des échantillons sont données dans la 2^e colonne; dans la 3^e colonne les équations de régression du nombre de lobes selon la longueur, pendant la période de formation des lobes latéraux; dans la 4^e colonne, les coefficients de corrélation correspondant à la régression logarithmique (entre parenthèses les coefficients de corrélation de la régression linéaire); dans la 5^e colonne, l'ordonnée à l'origine de la droite d'équation $a = \lambda + \mu b$, μ constant vaut $-6,31$, lorsque l'on donne à a et b les valeurs des paramètres de l'équation $n = a + b \text{Log} L$ de la colonne 3. Les valeurs fournies pour *Myriophyllum*, *Hottonia* et *Paulownia* sont issues d'études antérieures (JEUNE, 1979).



Pl. 5. — Relations entre les longueurs estimées \hat{L}_1 et \hat{L}_2 au moment de l'initiation du premier élément latéral (L_1) et du dernier formé (L_2), et la longueur du limbe de la feuille adulte. \hat{L}_1 (1) et \hat{L}_2 (2) étant mesurées en micromètres, L en centimètres. Les croix concernent les feuilles basipètes ($g = Glechoma$, $t = Tropæolum$, $s = Sanguisorba$, $a = Achillea$), les cercles les feuilles acropètes ($v = Vicia$, $f = Fraxinus$, $r = Rhus$, $ai = Ailanthus$). \hat{L}_1 et \hat{L}_2 paraissent indépendants de L .

C. DURÉE DE FONCTIONNEMENT DES CENTRES GÉNÉRATEURS DE LOBES ET DE FOLIOLES

1. Définition des centres générateurs

Nous étendrons aux lobes foliaires et folioles la notion de centre générateur de feuilles définie et étudiée par PLANTEFOL (1946, 1947) et LOISEAU (1969) de la manière suivante : un centre générateur d'organe (lobe, foliole, feuille) est défini par trois critères : position fixe (ou presque fixe, il s'agit de phénomènes biologiques) ; rythme constant d'initiation ; contiguïté entre les éléments formés.

— La fixité de la position étant comprise par rapport à un pôle et non pas en un sens absolu (le centre générateur de la feuille selon PLANTEFOL se déplace sur l'anneau initial, celui-ci étant à une distance fixe de l'apex de la tige).

— De cette définition sont donc exclus tous préjugés concernant la nature de l'organe formé et les mécanismes physiologiques intervenant dans la formation.

Or, les lobes et folioles sont bien initiés à un emplacement presque fixe, un rythme constant, contigus entre eux le long de chaque marge. Nous dirons donc qu'il sont formés par le fonctionnement de 2 centres générateurs placés selon les cas près de la base ou du sommet du limbe.

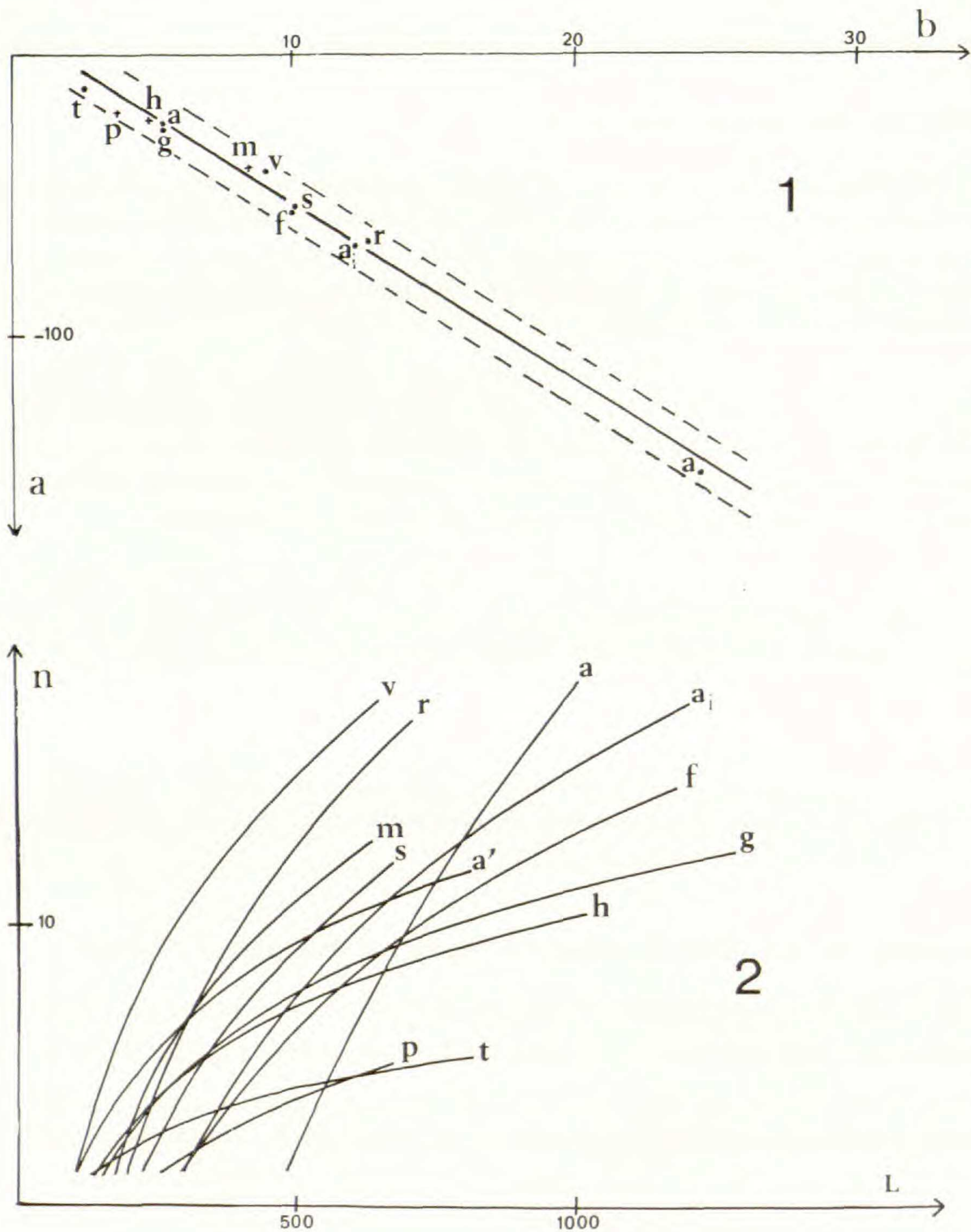
Ayant étudié dans les paragraphes précédents ce qui apparaît comme la position et le rythme de fonctionnement des centres générateurs nous allons maintenant examiner leur durée de fonctionnement. Celle-ci ne pouvant pas être connue directement par les méthodes employées, nous l'envisageons uniquement par rapport à l'allongement des ébauches.

2. Longueur des ébauches au début de l'initiation des lobes et folioles

Chaque feuille de chaque espèce est un cas particulier mais nous avons une estimation de la longueur moyenne (\widehat{L}_1) lorsque le premier lobe est initié, par la courbe de régression de n en $\text{Log } L$. Cette valeur (\widehat{L}_1) n'est qu'une grossière approximation, mais elle suffit car nous nous intéressons seulement à l'ordre de grandeur de L_1 . Rapportons cette longueur \widehat{L}_1 à la longueur du limbe des feuilles adultes (c'est-à-dire au résultat global du développement, Pl. 5, 1) ; ce rapport, compris entre 0,5 ‰ (*Ailanthus*) et 7 ‰ (*Glechoma*), est extrêmement faible.

3. Longueur des ébauches à la fin de l'initiation des lobes et folioles

La même courbe de régression ($n = a + b \text{Log } L$) nous permet d'estimer la longueur des ébauches quand le dernier élément latéral est initié (\widehat{L}_2). Rapportée à la longueur finale du limbe (Pl. 5, 2), cette taille varie entre 0,2 ‰ (*Rhus*) et 3 ‰ (*Achillea*) pour toutes les espèces sauf le *Glechoma* (12 ‰) ; pour cette dernière espèce, la valeur élevée du rapport



Pl. 6. — 1, graphique des points de coordonnées (a, b) a et b paramètres de l'équation $n = a + b \text{Log}L$. Chaque point représente une espèce étudiée ici (t = *Tropæolum*, g = *Glechoma*, s = *Sanguisorba* a (en bas, à droite) = *Achillea*, a (en haut, à gauche) = lobes médians d'*Achillea*, v = *Vicia*, f = *Fraxinus*, r = *Rhus* et a_i = *Ailanthus*) ; 3 croix représentent des espèces étudiées précédemment (m = *Myriophyllum*, h = *Hottonia*, p = *Paulownia*). Les deux lignes tiretées, parallèles à la droite de régression $a = \lambda + \mu b$, limitent le domaine contenant tous les points. 2, courbes de régression $n = a + b \text{Log}L$ pour les espèces de la fig. 1 montrant que l'hypothèse d'un stade unique pour les ébauches des différentes espèces (et donc d'un point de croisement unique pour toutes les courbes) est certainement à rejeter.

traduit le fait que la nervation est actinodrome (il ne se produit pas d'allongement sensible entre les éléments latéraux).

Ainsi, l'organogénèse ne correspond, en quantité, qu'au premier dixième (et souvent beaucoup moins) du développement total du limbe ; la partie du développement la plus importante, pour la détermination de la forme, ne représente donc, en quantité, qu'une part presque négligeable, la plus grande partie du développement se produisant après que tous les éléments de la feuille soient initiés.

Enfin, l'aspect du graphique de \widehat{L}_2 en fonction de L ne permet pas de supposer un lien entre ces deux longueurs. Il est vrai toutefois que nous n'avons que 8 couples de valeurs.

D. LIEN ENTRE LA DURÉE DE FONCTIONNEMENT DES CENTRES GÉNÉRATEURS ET LA VIGUEUR DES ÉBAUCHES

Nous avons vu que la relation entre n et L , pendant l'initiation des lobes et des folioles peut s'écrire $n = a + b \text{Log} L$; le paramètre b qui, dans chaque espèce, croît quand la vigueur augmente est une mesure relative de cette qualité. Toutes choses égales par ailleurs, n croît lorsque b croît. Pour préciser la relation entre n et b (c'est-à-dire le lien entre le fonctionnement des centres générateurs et la vigueur) il nous faut étudier le paramètre a .

Chaque espèce est caractérisée par un couple de valeurs (a, b) que l'on peut représenter par un point sur un graphique (Pl. 6, 1). Les 8 points correspondant aux espèces étudiées sont pratiquement alignés (le coefficient de corrélation linéaire entre a et b vaut $r = -0,995$). Ajoutons les 4 points représentant, d'une part le lobe médian d'*Achillea*, d'autre part les valeurs moyennes pour les espèces *Myriophyllum aquaticum*, *Hottonia palustris*, *Paulownia tomentosa*, étudiées antérieurement (JEUNE, 1976, 1979). La liaison n'est pas modifiée ($r' = -0,994$). Deux hypothèses sont envisageables pour expliquer cette quasi linéarité :

— Les fluctuations sont dues au hasard de l'échantillonnage ; il existe une relation linéaire entre a et b : $a = \lambda + \mu b$. Mais alors, toutes les ébauches, quelle que soient leurs formes et l'espèce considérée, passent par un même état (n_c, L_c) . Il est facile de vérifier cette hypothèse en traçant sur un même graphique les courbes de régression $n = a + b \text{Log} L$ de toutes les espèces étudiées. L'hypothèse d'un point de croisement unique pour toutes ces courbes ne paraît pas raisonnable (Pl. 6, 2).

— Les fluctuations correspondent bien à des différences spécifiques réelles mais limitées. Les points étant étroitement groupés autour d'une droite, on peut délimiter un domaine compris entre deux droites parallèles à la droite de régression et telles que le domaine contienne tous les points, c'est-à-dire que pour toute valeur de b , a sera compris entre deux valeurs a_m et a_M : $a_m \leq a \leq a_M$ avec $a_m = \lambda_m + \mu b$ et $a_M = \lambda_M + \mu b$.

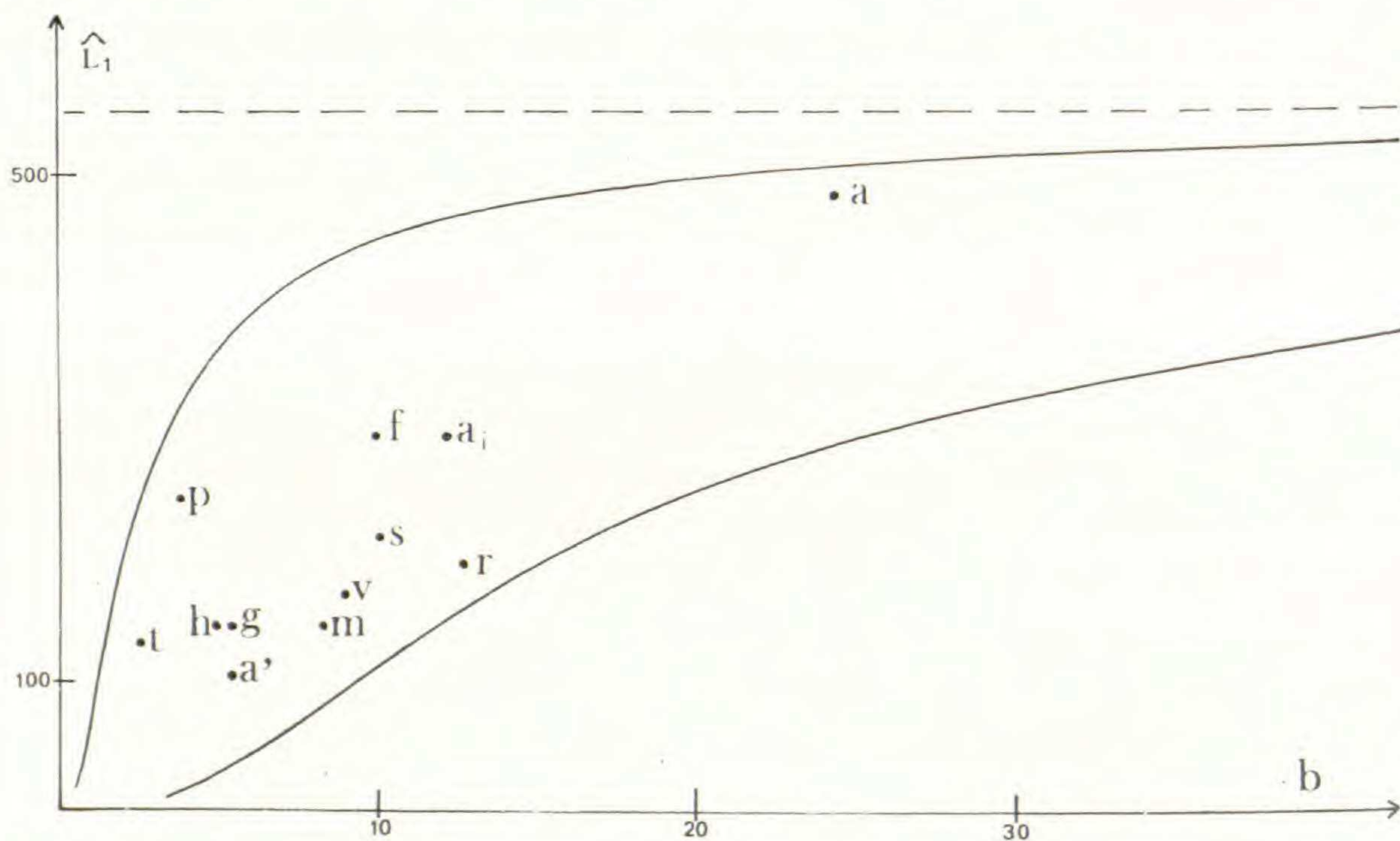
La conséquence de ceci est très importante car si L_1 est la longueur de l'ébauche au moment où l'activité des centres générateurs commence, $n_1 = 1$ d'où :

$$L_1 = e^{\frac{1-a}{b}} ; \text{ or } \lambda_m + \mu b \leq a \leq \lambda_M + \mu b ;$$

donc : $\exp \frac{1 - (\lambda_m + \mu b)}{b} \leq L_1 \leq \exp \frac{1 - (\lambda_m + \mu b)}{b}$

soit : $\exp (-\mu) \times \exp \frac{1 - \lambda_m}{b} \leq L_1 \leq \exp (-\mu) \times \exp \frac{1 - \lambda_m}{b}$

Comme $\lambda_m > \lambda_m > 1$ [la valeur la plus faible ($\lambda = 4$) est obtenue pour *Achillea*], $1 - \lambda$ est toujours négatif ; $\exp \frac{1 - \lambda_m}{b}$ et $\exp \frac{1 - \lambda_m}{b}$ sont des fonctions croissantes de b , comprises entre 0 ($b \rightarrow 0$) et 1 ($b \rightarrow + \infty$). L_1 se trouve donc, pour toutes les espèces, dans un domaine limité par deux courbes ($L_{1m} = \exp (-\mu) \times \exp \frac{1 - \lambda_m}{b}$ et $L_{1M} = \exp (-\mu) \times \exp \frac{1 - \lambda_m}{b}$) elles-mêmes situées sous l'asymptote $L_A = \exp (-\mu)$. Pour les 12 cas envisagés, $\mu = - 6,31$, donc $L_A = e^{6,31} \simeq 550 \mu m$ (Pl. 7).



Pl. 7. — Relation entre la longueur estimée des ébauches \widehat{L}_1 à l'instant de l'initiation du premier lobe latéral et le paramètre b . Chaque point accompagné d'une lettre d'identification (cf. Pl. 6, 1) représente une espèce. Tous les points sont à l'intérieur d'un domaine limité par 2 courbes possédant elles-mêmes une asymptote (ligne tiretée). Quelque soit b , pour nos échantillons, le début du fonctionnement des centres générateurs est nécessairement liée à un stade de croissance précis et commun à toutes les espèces étudiées.

Ainsi, l'activité des centres générateurs ne peut débuter que si l'ébauche a atteint un certain état caractérisé par une longueur minimale L_{1m} et une longueur maximale L_{1M} inférieure à $550 \mu m$.

1. Il y a ici une différence essentielle avec les feuilles de *Castanea* et les folioles de *Rhus* et *Fraxinus*, dont les lobes apparaissent après que la taille ait dépassé $600 \mu m$ de longueur.

En ce qui concerne maintenant la longueur L_2 des ébauches quand les centres générateurs cessent de fonctionner, nous avons $L_2 = \exp \frac{n - a}{b}$ soit $L_2 > \exp(-\mu) \times \exp \frac{n - \lambda_m}{b}$. L_2 sera donc une fonction croissante de n et décroissante de b (car $n - \lambda_m > 0$).

CONCLUSION

Parmi toutes les formes foliaires, il en est certainement un grand nombre dont le développement ne peut vraisemblablement pas être expliqué par un modèle aussi simple que le nôtre. Parmi les plantes auxquelles, à priori, il pourrait convenir et que nous avons étudiées, nous devons distinguer 2 groupes :

1. Les feuilles de *Castanea*, les folioles de *Rhus* et *Fraxinus*, pour lesquelles le modèle¹ proposé ne s'applique pas, du moins dans sa formulation simple actuelle ; des études anatomiques seront nécessaires pour étudier leur développement.

2. Les autres cas, pour lesquels le modèle¹ n'est pas infirmé par les observations et permet de donner une explication cohérente de la mise en place de formes foliaires variées. Il ne peut être retenu, cependant, qu'en y apportant certaines précisions.

Voici comment on peut décrire le développement de la forme des feuilles de dicotylédones, pour les types lobés ou composés les plus fréquents (Pl. 8).

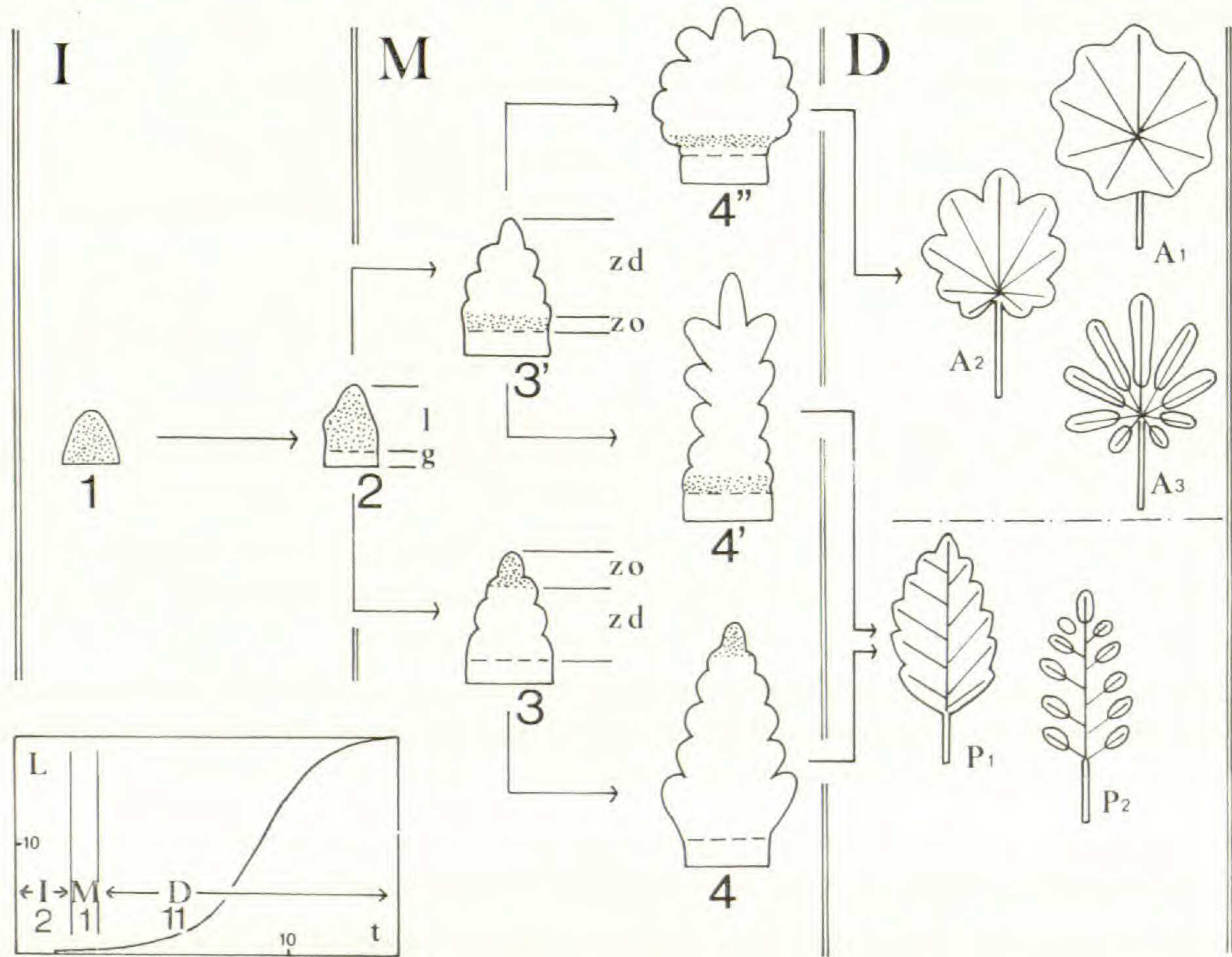
a) Acquisition par l'ébauche d'un certain volume pendant la première phase de la croissance. A la fin de cette première étape, il faut distinguer 3 parties : la gaine, le pétiole, le limbe. A ce stade très précoce, la gaine (très souvent) et le pétiole (toujours) ont un développement virtuel et ne prendront de l'extension que pendant les étapes suivantes de la croissance. Néanmoins, dès ce stade, le limbe va se comporter en un ensemble autonome vis-à-vis de la gaine et du futur pétiole.

b) Formation dans la partie moyenne du limbe de deux centres générateurs des lobes (ou folioles) et se régénérant soit vers l'apex (croissance acropète), soit vers la base du limbe (croissance basipète). Leur existence et leur fonctionnement provoquent alors la division du limbe en deux régions distinctes :

— Une région organogène : de l'extrémité du limbe la plus proche des centres générateurs jusqu'à ceux-ci inclus, région donc, soit apicale (croissance acropète) soit basale (croissance basipète) ;

— Une région histogène et de différenciation.

1. Il repose sur 2 hypothèses conformes aux données récentes : 1) une croissance méristématique homogène, mais pas uniforme (de même qu'au sommet de la tige ; LYNDON, 1972) ; ceci permet une grande souplesse dans l'expression des corrélations de croissance ; 2) l'existence de centres générateurs intrafoliaires. Ceux-ci sont définis sur 3 critères, excluant tout présupposé concernant les mécanismes physiologiques impliqués : 1. fixité de leur position, vis-à-vis d'un pôle ; 2. rythmicité de leur fonctionnement ; 3. contiguïté entre les éléments formés.



Pl. 8. — Schéma du développement des feuilles : **I**, phase initiale pendant laquelle le jeune primordium (1) voit se différencier une gaine et un limbe ; dans ce limbe, le premier élément latéral se forme (2) ; **M**, phase de morphogénèse. La zone d'organogénèse (ZO) se localise selon les cas vers le sommet (3) ou vers la base (3') du limbe induisant un développement acropète ou basipète. Dans la zone de différenciation (Zd) les éléments latéraux acquièrent leurs particularités (lobes, folioles, vrilles). Dans le cas des feuilles basipètes, la zone d'organogénèse peut être située dans la région d'allongement intercalaire donnant notamment le pétiole (4') ou bien au-dessus de cette région (4'') donnant ainsi des ébauches pennées ou palmées. (N.B. Depuis TRÉCUL (1855), on sait que toutes les feuilles palmées ont un développement basipète) ; **D**, pendant la phase d'histogénèse et de différenciation, la feuille qui possède tous ses éléments morphologiques, développe sa forme et ses dimensions spécifiques : feuille simple pennée (P₁), composée pennée (P₂), palmée simple (A₂), palmée composée (A₂), peltée (A₂). — En bas, à gauche : estimation de la durée des 3 phases de croissance en supposant un allongement logistique $\left(L = \frac{L_m}{1 + \exp(a-bt)} \right)$ tel que le limbe adulte atteigne 20 cm en 14 jours, que le début du fonctionnement du centre générateur corresponde à $L_1 = 300 \mu\text{m}$ et la fin de ce fonctionnement à $L_2 = 800 \mu\text{m}$; données compatibles avec nos observations (pour *Fraxinus* par exemple). Dans ce cas la phase initiale durerait les deux premiers jours (14 % du temps), la phase organogène le 3^e jour seul (7 % du temps), la phase d'histogénèse et de différenciation les 11 jours suivants (79 % du temps). Les phases fondamentales pour la mise en place de la forme n'ont donc qu'une faible durée, au début du développement.

C'est l'existence de ces deux régions qui fait l'unité et la diversité des types foliaires :

— *L'unité* : le fonctionnement de la région organogène est le même pour toutes les plantes, les feuilles à un stade précoce étant toutes plus ou moins semblables. Les variations de fonctionnement n'affectent que le rythme ou la durée et ne peuvent donc introduire que des différences quantitatives entre les feuilles. Un exemple remarquable est fourni par SCHMIDT & MILLINGTON (1968). Ces auteurs ont constaté que les ébauches foliaires du *Proserpinaca palustris* ont un développement identique jusqu'à 500-600 μm alors que les feuilles adultes ont des formes très variées selon les conditions de culture.

Pour nos plantes, il faut noter l'identité de formation des folioles et vrilles chez *Vicia*, la similitude des ébauches de *Sanguisorba* et d'*Achillea* ou bien de *Glechoma* et *Tropæolum*...

— *La diversité* : les éléments méristématiques créés au niveau de la zone organogène peuvent se différencier en lobes ou en folioles (les feuilles sont alors simples ou composées) ou même en vrilles pour certains d'entre eux (*Vicia*). L'allongement intercalaire peut se produire entre eux (la feuille sera pennée) ou sous eux (la forme sera actinidrome), les ébauches basipètes pennées et palmées étant semblables (TRÉCUL, 1853).

Enfin, dans le cas des feuilles simples, nos études antérieures ont montré que le limbe sera plus ou moins découpé selon le déterminisme des orientations mitotiques, la nervation pourra être brochidodrome en cas de dominance apicale et la nervation des lobes sera d'ordre 2 ou plus (comme dans le *Glechoma*) selon les corrélations de croissance entre ces lobes.

REMARQUE : Le fonctionnement des centres générateurs ne dépend pas de leur position (apicale ou basale) ni du type d'organe formé (vrille, lobe ou foliole). Ne devrait-on pas penser qu'il s'agit d'un mécanisme fondamental de croissance de la pousse feuillée considérée comme unité morphologique. Ce mécanisme étant le même au sommet des tiges (initiation des feuilles), dans les feuilles (initiation d'autres feuilles — folioles — ou de lobes) et dans les lobes et folioles, la nature de l'organe formé dépendant du fonctionnement de la zone histogène, fonctionnement que l'on peut d'ailleurs modifier expérimentalement, modifiant ainsi la nature des organes formés (NEVILLE, 1964, 1974 et JEUNE, 1972, 1979, pour les feuilles ; SUSSEX, 1955, pour les tiges). Dans cette hypothèse, seule la nature des stipules poserait un problème : ce ne sont pas des feuilles (n'étant pas initiés par les centres générateurs foliaires — sauf peut-être pour quelques Rubiacées) ni des éléments de la feuille (n'étant pas initiés par des centres générateurs foliolaires).

Ce statut intermédiaire entre celui de feuille et de foliole correspondant d'ailleurs bien à l'hypothèse de CROIZAT (1960) pour qui les stipules sont d'anciennes feuilles « attirées », réduites et intégrées aux feuilles actuelles.

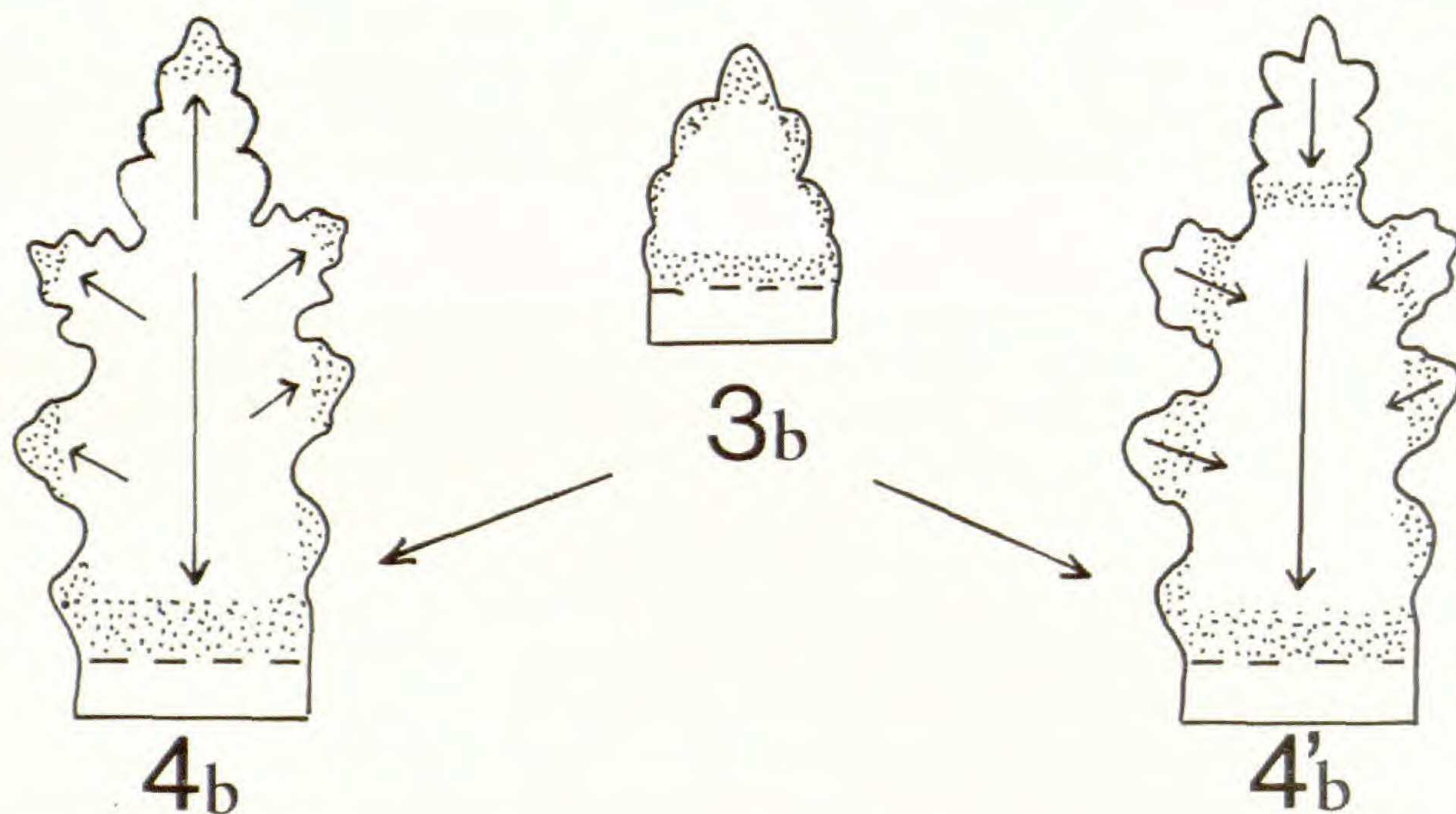
c) La région organogène se différencie assez tôt achevant la phase la plus importante pour le développement de la forme ; la région histogène s'étend alors à l'ensemble de la feuille.

Nous pouvons essayer d'évaluer la durée de ces différentes phases de croissance. Prenons les données suivantes :

Feuille au limbe atteignant 20 cm de longueur en 14 jours, avec une courbe de croissance de type logistique $\left(L = \frac{L_M}{1 + \exp(a-bt)} \right)$ avec pour longueurs : au début du fonc-

tionnement des centres générateurs, $L_1 = 300 \mu\text{m}$, et à la fin de leur fonctionnement, $L_2 = 800 \mu\text{m}$, hypothèses conformes à nos observations (cela pourrait correspondre, par exemple, à une feuille de *Fraxinus*). Alors la phase initiale de croissance (de l'initiation à L_1) durerait les 2 premiers jours (soit 14 % du temps de développement), la phase organogène se produirait pendant le 3^e jour (7 % du temps de développement) et la phase histogène de développement et de différenciation durerait les 11 jours suivants (79 % du temps de développement). Les deux premières phases (les plus importantes pour la morphogénèse) sont donc très courtes (Pl. 8). La dernière phase se décompose elle-même en deux périodes ; pendant la première, la mère est encore active, relayée ensuite par l'auxèse seule.

Ce schéma peut se compliquer si, par répétition, le processus (3 phases : initiale, organogène, histogène et de différenciation) affecte les éléments latéraux du limbe (lobes ou folioles). Pour les feuilles pennées à développement basipète, deux cas peuvent se produire (Pl. 9) : ramification basipète des éléments latéraux (ex. : folioles de *Sanguisorba*) ou ramification acropète (ex. : lobes d'*Achillea*). On pourrait de même imaginer une telle répétition pour les feuilles à croissance acropète.



Pl. 9. — Extension du schéma, par répétition, dans le cas des feuilles basipètes. Les éléments latéraux peuvent eux-mêmes développer une zone organogène soit apicale (4b) et dans ce cas la feuille aura un développement mixte (*Achillea*), soit basale (4'b) les éléments latéraux étant basipètes comme la feuille elle-même (*Sanguisorba*). Il reste à vérifier si certaines feuilles acropètes sont capables également de répétition. — N.B. : Les zones en pointillés sont organogènes, par opposition aux zones laissées en blanc, seulement histogènes ; ces ébauches étant entièrement méristématiques, voir dans la disposition des zones en pointillé une réintroduction du méristème marginal serait une grossière erreur.

Nous voudrions terminer en soulignant que notre modèle et le modèle classique ne sont peut-être pas en contradiction aussi totale qu'il y paraît au premier abord. En effet, tout modèle empirique dépend beaucoup des techniques utilisées : le modèle classique est directement issu de l'observation des coupes et le nôtre de l'examen des ébauches entières.

La description même des faits observés n'est pas neutre. Examinons, par exemple, l'opinion de MASSART (1923), opinion fondée sur l'observation d'ébauches entières et proche de la nôtre : « Beaucoup de feuilles sont ramifiées, c'est-à-dire que sur les côtés de la saillie foliaire se différencient de nouveaux points végétatifs dont chacun est le point de départ d'un lobe, d'un segment ou d'un foliole ». Notons que l'observation guide le choix d'un certain vocabulaire, lequel suggère à son tour l'analogie entre feuille et tige. Cet exemple montre que les faits ne sont pas objectifs, la technique utilisée impose un certain choix théorique.

Réciproquement, DUBUC-LEBREUX & SATTLER (sous presse) montrent que le méristème marginal foliaire est reconnu par des critères typologiques (position des cellules, colorabilité) et non par des critères fonctionnels (activité mitotique). Ceux qui défendent et ceux qui nient l'existence du méristème marginal ne parlent donc pas, en général, de la même chose, les uns et les autres se référant à des critères différents.

Ces exemples montrent que les faits (et les mots qui leur correspondent) n'ont pas toujours une seule signification lorsqu'ils sont associés à des théories différentes, ce qui diminue la valeur des antagonismes apparents.

BIBLIOGRAPHIE

- AVERY, G. S., 1933. — Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20 : 565-590.
- CANDOLLE, A. P., DE, 1827. — *Organographie végétale*. Deterville, Paris, 2 vol. ; 1 : 558 p. ; 2 : 304 p.
- CHARLES-EDWARDS, D. A., 1979. — A model for leaf growth. *Ann. Bot.* 44 (5) : 523-535.
- CHODAT, R., 1920. — *Principes de Botanique*. Baillièrre, Paris, 3^e éd., 1 vol., 878 p.
- COLEMAN, W. K. & GREYSON, R. I., 1976. — The growth and development of the leaf in tomato (*Lycopersicum esculentum*) II. Leaf ontogeny. *Canad. J. Bot.* 54 (23) : 2704-2717.
- CROIZAT, L., 1960. — *Principia Botanica*. Vol. I (2 tomes), 1821 p., Caracas.
- CROIZAT, L., 1973. — En torno al concepto de hoja. *Biblio. Acad. Cienc. Fis. mat. y nat.* 12 : 1-196, Caracas.
- DENNET, M. D., AULD, B. A. & ELSTON, J., 1978. — A description of leaf growth in *Vicia faba* L. *Ann. Bot.* 42 : 223-232.
- DUBUC-LEBREUX, M. A. & SATTLER, R. — *Développement des organes foliacés chez Nicotiana tabacum L. et le problème des méristèmes marginaux* (sous presse).
- DULIEU, H. & BUGNON, F., 1966. — Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (*Nicotiana tabacum* L.). *C. R. Acad. Sc., Paris, ser. D*, 263 : 1714-1717.
- DULIEU, H., 1968. — Emploi de chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. *Bull. Soc. Bourgogne* 25 : 1-60.
- DULIEU, H., TURLIER, M. F. & BUGNON, F., 1969. — Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaire. *C. R. Acad. Sc., Paris, ser. D*, 268 : 48-50.
- FOSTER, A., 1936. — Leaf differentiation in Angiosperms. *Bot. Rev.* 2 : 349-372.
- FUCHS, C., 1966. — Observation sur l'extension en largeur du limbe de *Lupinus albus* L. *C. R. Acad. Sc., Paris, ser. D*, 263 : 1212-1215.

- FUCHS, C., 1968. — Localisation des divisions dans le méristème marginal des feuilles de *Lupinus albus* L., *Tropaeolum peregrinum* L., *Limonium sinuatum* (L.) Mill. et *Nemophila maculata* Benth. *C. R. Acad. Sc., Paris*, ser. D, 267 : 722-725.
- FUCHS, C., 1972. — Croissance des feuilles et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L. I. L'activité mitotique ; II. La polarité mitotique. *C. R. Acad. Sc., Paris*, ser. D, 274 : 3206-3209 et 3375-3378.
- FUCHS, C., 1975, 1976. — Ontogénèse foliaire et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L. I. Les premiers stades de l'ontogénèse du lobe médian. II. Le développement du lobe après la formation des lobules. *Ann. Sc. Nat., Bot., Paris*, ser. 12, 16 : 321-390 et 17 : 121-158.
- HAGEMANN, W., 1970. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermbblätter. *Bot. Jahrb.* 90 (3) : 297-413.
- HAGEMANN, W., 1973. — The organization of shoot development. *Revista de Biologia* 9 (1-4) : 43-67.
- HARA, N., 1957. — On the types of the marginal growth in dicotyledons foliage leaves. *Bot. Mag. Tokyo* 70 : 110-114.
- HICKEY, L. J., 1979. — *A revised classification of the architecture of dicotyledons*. In anatomy of the dicotyledons. Ed. METCALFE & CHALK, Oxford, 2nd ed., vol. 1, p. 25-39.
- JÉRÉMIE, J., 1973. — *Recherches sur la croissance foliaire du Nicotiana tabacum L. var. « Cabot enation »*. Thèse 3^e cycle, Paris, 1 vol., 110 p.
- JEUNE, B., 1972. — Observations et expérimentation sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. *Bull. Soc. bot. France* 119 : 215-230.
- JEUNE, B., 1975. — Croissance des feuilles aériennes du *Myriophyllum brasiliense* Camb. *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 257-271.
- JEUNE, B., 1976. — Fonctionnement des centres générateurs intrafoliaires du *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. *Adansonia*, ser. 2, 16 (4) : 493-507.
- JEUNE, B., 1978. — Sur le déterminisme de la forme de feuilles de dicotylédones. *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 83-94.
- JEUNE, B., 1979. — *Sur la détermination de la forme de quelques feuilles simples et à développement basipète chez les dicotylédones*. Thèse de Doctorat d'État, Paris, 2 vol. ronéo., 369 p.
- JEUNE, B., 1980. — Croissance des feuilles et stipules du *Galium palustre* L. subsp. *elongatum* (Presl.) Lange et valeur phylogénique de ces données de morphogénèse. *Adansonia*, ser. 2, 19 (4) : 451-465.
- LIGNIER, O., 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées. *Archives Bot. Nord de la France* 3 : 1-455, 18 pl.
- LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie*. Masson, Paris, 1 vol., 223 p.
- LYNDON, R. F., 1972. — Leaf formation and growth at the shoot apical meristem. *Physiol. veg.* 10 (2) : 209-222.
- MARKSYMOWYCH, R., 1973. — *Analysis of leaf development*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 109 p.
- MASSART, J., 1923. — *Éléments de Biologie générale et de Botanique*. Bruxelles, vol. 2, 407 p.
- MITCHISON, G. J., 1980. — A model for vein formation in higher plants. *Proc. R. Soc. Lond., B*, 207 : 79-109.
- NEVILLE, P., 1964. — Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 12, 5 (4) : 785-798.
- NEVILLE, P., 1974. — Morphogénèse chez *Gleditsia triacanthos* L. VII. Rôle des ébauches des folioles dans les corrélations morphogènes intrafoliaires. *Rev. Cytol. et Biol. Veg.* 37 : 419-428.
- PLANTEFOL, L., 1946-1947. — Fondement d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 11, 7 : 153-229 et 8 : 1-71.

- RICHARDS, F. J., 1969. — *The quantitative analysis of growth*. In *plant Physiology*, Ed. STEWARD, Academic Press, New York, Vol. 5a : 3-76.
- SAINT-HILAIRE, A. DE, 1840. — *Morphologie végétale*. Paris, 1 vol., 930 p., 24 pl.
- SCHMIDT, B. L. & MILLINGTON, W. F., 1968. — Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris*. *Bull. of the Torrey Bot. Club* 95 (3) : 264-286.
- SONDERLAND, N. & BROWN, R., 1956. — Distribution of growth in the apical region of the shoot of *Lupinus albus*. *J. Exp. Bot.* 7 (19) : 127-145.
- STEWART, R. N. & DERMEN, H., 1975. — Flexibility in ontogeny as shown by the contribution of the shoot apical layers to leaves of periclinal chimeras. *Amer. J. Bot.* 62 (9) : 935-947.
- SUSSEX, I. M., 1955. — Morphogenesis in *Solanum tuberosum* L. : Experimental investigation of leaf dorsiventrality and orientation in the juvenile shoot. *Phytomorphology* 5 : 286-300.
- THOMASSON, M., 1969. — De la croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindl. *Bull. Soc. Bot. France* 116 : 49-56.
- THOMASSON, M., 1970. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindl. *Candollea* 25 (2) : 289-340.
- TOURNEFORT, P., DE, 1719. — *Introduction à la botanique*. Trad. de G. BECKER DE : Isagoge in *Rem Herbarium de la 2nd ed. des Institutiones rei herbariæ in Tournefort (1957) ed. M.N.H.N., Paris, 1 vol., 231 p.*
- TRÉCUL, A., 1853. — Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sc. Nat., Bot., ser. 3, 20* : 235-314.
- TROLL, W., 1935. — Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. *Nova Acta Leopold.* 2 : 315-455.
- TROLL, W., 1939. — *Vergleichende Morphologie der höheren pflanzen*. Band 1, Teil 2, 1050 p.
- WILLIAMS, R. F., 1974. — *The shoot apex and leaf growth*. Cambridge Univ. Press, 1 vol., 256 p.